

DOI:10.11931/guihaia.gxzw201805014

# 哀牢山湿性常绿阔叶林地生、树干及树枝附生苔藓

## 生活型组成及其水分特性

范晓阳<sup>1,2</sup>, 刘文耀<sup>1\*</sup>, 宋亮<sup>1</sup>, 陈泉<sup>1,2</sup>, 袁国迪<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南 昆明 650223; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 作为典型的变水植物, 水分可利用性对苔藓植物的生长尤为重要。为探讨林内不同垂直高度生境下及不同生活型苔藓植物水分特征的差异, 该文通过对哀牢山湿性常绿阔叶林内地生苔藓、林下树干附生和林冠层树枝附生苔藓优势或常见种的生活型组成、持水力、失水特征和水分利用效率的测试研究, 结果表明: 地生、树干附生和树枝附生苔藓植物类群分别以交织型、扇形、悬垂型苔藓植物占据优势; 地生、树干附生、枝条附生苔藓植物的饱和持水率分别为 476%DW、210.98%DW、238.95%DW; 地生苔藓植物的持水率和失水速率均高于附生苔藓, 树干附生苔藓植物持水率低于树枝附生苔藓, 而失水速率高于树枝附生苔藓。在不同生活型苔藓的水分特性上, 交织型苔藓具有较高的持水率和失水速率, 保水性能较弱, 其次为悬垂型苔藓, 扇形苔藓的持水率最小, 失水速率也较快; 地生和树干附生苔藓的水分利用效率均显著高于树干附生苔藓, 交织型和扇形苔藓的水分利用效率显著高于悬垂型苔藓。在三种生境下, 地生苔藓持水力高, 水分利用效率较高而保水能力低; 枝条附生苔藓持水力低, 水分利用效率低而保水能力较高; 树干附生苔藓水分利用效率较高而持水力和保水能力均较差。不同生境下苔藓植物生活型组成及其水分变化特性在一定程度上反映了它们对不同生境的适应策略。

**关键词:** 苔藓植物, 持水能力, 失水曲线, 地生, 附生, 生活型

## Life-forms composition and water characteristics of terrestrial, bole and branch epiphytic bryophytes in a moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mts.

FAN Xiao-yang<sup>1,2</sup>, LIU Wen-yao<sup>1\*</sup>, SONG Liang<sup>1</sup>, CHEN Quan<sup>1,2</sup>, YUAN Guo-di<sup>1,2</sup>

(1. CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yunnan 650223, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Bryophytes are typically poikilohydric plants and water availability for growth of bryophytes is particularly important. In order to explore ecological adaptation strategies of bryophytes for different water conditions, we determined the water loss characteristics during natural desiccation and water use efficiency of 18 dominated or common bryophytes species from terrestrial, trunk and branch in a moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mts. Our results demonstrated that weft, fan and pendant life-forms were dominated in terrestrial,

基金项目: 国家自然科学基金项目(41471050, 31770496)、中科院生物多样性保护策略项目(ZSSD-016)和中科院“135项目”(2017XTBG-T01) [Supported by National Natural Science Foundation of China (41471050; 31770496), Biodiversity Conservation Strategy Program of Chinese Academy of Sciences (No. ZSSD-016), and the “CAS 135 Program” (2017XTBG-T01)]

作者简介: 范晓阳(1991-), 女, 河南濮阳人, 博士研究生, 主要从事苔藓植物生态学研究, (E-mail) fanxiaoyang@xtbg.ac.cn

\*通信作者: 刘文耀, 博士, 研究员, 主要从事恢复生态学研究, (E-mail) liuwuy@xtbg.ac.cn

bole epiphytic and branch epiphytic bryophytes respectively. Bryophytes from different microhabitats exhibited great variance of water-holding capacity and water loss rate: Water-holding capacity of bryophytes from three microhabitats was 476%DW, 210.98%DW and 238.95%DW respectively; Water-holding capacity and water loss rate of terrestrial bryophytes were higher than these of the trunk- and branch-dwellers. Compared with branch-dwellers, the bole epiphytic bryophytes had lower water-holding capacity and higher water loss rate. Water holding capacity and water loss rate of bryophytes among different life-forms also exhibited significant differences: Weft life-form bryophytes exhibited higher water-holding capacity and higher water loss rate, indicating their weaker water retention capacity, followed by pendant bryophytes, and fan bryophytes had lowest water holding capacity and highest water loss rate. Water use efficiency of terrestrial bryophytes and bole epiphytic bryophytes were significantly higher than branch-dwellers. Weft and fan life-form bryophytes had higher water use efficiency than that of pendant bryophytes. The results indicated that water-holding capacity and water use efficiency of terrestrial bryophytes was higher while water retention capacity was poor; water retention capacity of branch-dwellers was higher while water-holding capacity and water use efficiency was lower; water use efficiency of trunk-dwellers was higher while both water-holding capacity and water retention capacity was poor. Life-form composition and water characteristics of bryophytes from terrestrial bryophytes, bole and branch epiphytic bryophytes indicated their adaptation strategies to different habitats to a certain extent. The results would provide a scientific basis of elucidating hydrological features of bryophytes under different microhabitats, and understanding ecological adaptation strategies of bryophyte.

**Key words:** Bryophytes, water-holding capacity, water-loss curve, terrestrial bryophytes, epiphytes, life-form

苔藓植物是一类古老而独特的高等植物，是植物界从水生向陆生过渡的代表类群（Smith, 1982），其种类繁多（Schofield, 1985），生态适应性强（Kruys & Jonsson, 1999; Farrant & Moore, 2011），能够在不同生境中生长和分布。由于苔藓植物对生长基质的要求并不高，在林冠树枝、树干、林下木质残体、林地和岩石表面均能发现所对应的苔藓植物，但不同的生长基质上的苔藓植物在物种组成上有所不同（Humphrey et al, 2002; 马文章, 2011）。作为山地森林生态系统中重要的结构性组分，苔藓植物在维持山地森林生态系统生物多样性、养分与水分循环均发挥着重要的作用，对森林生态系统水分涵养具有重要的生态学意义（郭水良等, 1999; 徐海清和刘文耀, 2005）。经过漫长的生态适应与演变过程，苔藓植物形成了不同的生活型，其不仅涵盖了苔藓植物生长位置和分枝类型等形态学特征，而且还包括了苔藓植物对生境的拓展策略等生态信息。**相同生活型**的苔藓植物具有相似的生态特征（Bates, 1998）和竞争策略（Mälson & Rydin, 2009）。

附生苔藓植物是山地森林生态系统中一类重要而特殊的植物类群。相对于地生苔藓植物，附生苔藓植物不与土壤直接相连，其个体矮小，叶表面积大，其生命活动所需要的水分和养分离子都来自于雨水或空气中的凝结水，对环境因子变化尤为敏感和脆弱（官飞荣等, 2017）；作为变水植物，附生苔藓植物没有表皮细胞，不能有效地保存水分，空气干燥时很快丧失水分及光合能力（刘文耀等, 2006）。地生与附生苔藓植物由于各自的生长基质水分与营养状况的差异，使得它们在物种组成上差异显著（Kürschner, 2004），地生与附生苔藓植物在持水能力及水分利用特征上的差异对其在不同生境下的生存和生长极其重要。在森林不同高度上，光强、温度、温度波动、风速等随着垂直高度的增加而升高；而空气湿度随之降低（Petter et al, 2016），使得林冠层附生苔藓比林下苔藓植物面临着更频繁的干湿交替。目前对苔藓植物持水能力及其水分利用效率的研究主要集中在不同区域、不同植被类型的林下地表苔藓层（包维楷等, 2004; 张洪江等, 2003; 车宗玺等, 2006; 张显强等, 2012; 姬明飞和韩鸿基, 2017），而鲜有研究关注不同生境下，尤其是林内不同垂直梯度生境下苔藓植物的持水能力及水分利用特征的差异。

云南省哀牢山自然保护区保存着目前我国亚热带地区面积最大的原生中山湿性常

绿阔叶林，森林结构保存较为完整，林地、树干及树枝苔藓植物发达。前人对于本区森林中不同生长基质上苔藓植物的组成与分布特征进行了调查研究（Ma et al, 2009; 马文章等，2011），为本研究的开展提供了较好的基础。本研究以云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林内地生与附生苔藓植物为对象，通过对林地、树干附生和冠层树枝附生不同空间层次上苔藓植物的物种与生活型组成、吸持水能力、失水特征及水分利用效率的实验研究，探讨不同生长基质及生境条件下苔藓植物的水分变化特征与水分利用效率的差异性及其形成机理，为深入研究山地森林生态系统生物多样性形成格局及其维持机制，理解不同生境下苔藓植物的水文功能，进一步揭示苔藓植物对不同水分条件环境的生态适应策略提供了科学依据。

1. 材料和方法

1.1 研究区域概况

哀牢山（北纬 23°36'-24°56'、东经 100°44'-101°30'）位于云贵高原西南部、横断山脉南段，属云岭向南分支的余脉，绵延 500 余公里，降雨充沛（邱学忠和谢寿昌，1998）。本研究区位于哀牢山徐家坝地区（北纬 23.32°、东经 101.01°），海拔 2 000-2 750 m，年平均降水量 1 947 mm，年蒸发量 1 192 mm，该区气候干湿季分明，降雨主要集中在每年的 5-10 月，占全年雨量的 85%以上，11-4 月降雨则显著减少；年平均相对湿度 85%，年平均气温为 11.3℃，气候终年温凉潮湿（李苏等，2007）。

该区域保存着我国亚热带地区最大面积（约 5100 公顷）、以木果柯（*Lithocarpus xylocarpus*）、变色锥（*Castanopsis wattii*）、硬壳柯（*Lithocarpus hancei*）为优势的原生中山湿性常绿阔叶林（Liu et al, 2002; 徐海清和刘文耀，2005），林冠高度约为 18-25 m，其群落盖度在 95% 以上，附生植物非常丰富，其中林地上苔藓生长茂盛，树干及树枝苔藓植物密布，构成湿性常绿阔叶林的独特景观（游承侠，1983）。根据哀牢山生态站的观测结果及有关研究结果（刘玉洪，1993），在中山湿性常绿阔叶林中，林地、林下树干及林冠上层树枝区是三种光照、温度、湿度等因子差异明显的生境（见图 1）。

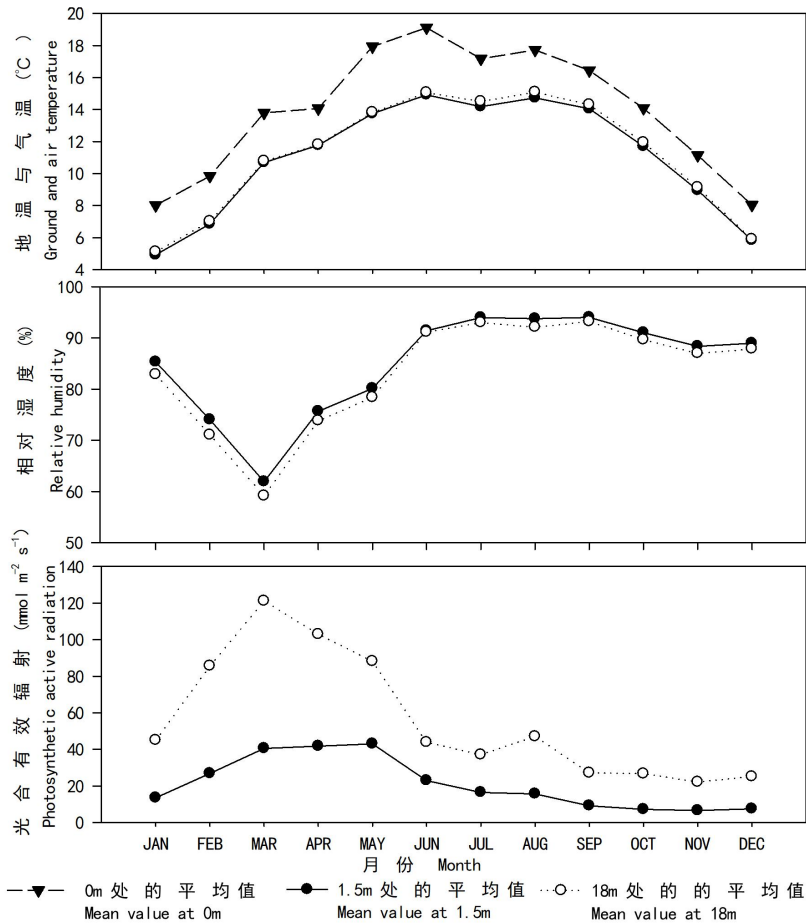


图 1. 哀牢山湿性常绿阔叶林内林下 0m 处地温(刘玉洪, 1993)、1.5m 处和 18m 处 2014.9 月至 2017.8 月间气温、相对湿度和光合有效辐射月平均值 (哀牢山生态站观测数据)

Fig.1 Mean ground temperature(Liu, 1993) and mean air temperature, relative humidity, and photosynthetic active radiation between understory at 1.5 m and forest canopy at 18 m in the moist ever-green broad-leaved forest from September 2014 to August 2017 (data from Ailaoshan Station for Subtropical Forest Ecosystem Studies).

1.2 研究材料的选择与采集

由于生境条件及生长基质的不同, 在苔藓植物的物种组成与分布上存在较大的差异。根据前人对哀牢山徐家坝地区山地湿性常绿阔叶林内苔藓植物组成与分布特征的研究结果 (Ma et al, 2009; 马文章等, 2011), 结合不同生境中苔藓植物的出现频率、重要值等指标, 我们从地生、林下树干附生和林冠上层树枝附生三种生境中分别选择 6 种占优势或常见的苔藓植物, 共计 18 种苔藓植物, 其中地生苔藓为: 东亚小金发藓 (*Pogonatum inflexum*)、南木藓 (*Macrothamnium macrocarpum*)、弯叶刺枝藓 (*Wijkia deflexifolia*)、大灰藓 (*Hypnum plumaeforme*)、大羽藓 (*Thuidium cymbifolium*) 和松叶白发藓 (*Leucobryum juniperoideum*); 林下该区树干附生苔藓为: 西南树平藓 (*Homaliodendron montagneanum*), 刀叶树平藓 (*H. scalpellifolium*), 树形羽苔 (*Plagiochila arbuscula*), 阿萨羽苔 (*P. assamica*), 齿叶平藓 (*Neckera crenulata*) 和喜马拉雅叶鞭苔 (*Bazzania himalayana*); 林冠上层树枝附生苔藓为: 粗仰叶垂藓 (*Sinskea phaea*)、扭尖隐松萝藓 (*Cryptopapillaria feae*)、无肋悬藓 (*Dictadiella trichophaora*)、拟扭叶藓卷叶变种 (*Trachypodopsis serrulata*)、疏瘤耳叶苔 (*Frullania zanggii*) 和剪叶苔 (*Herbertus aduncus*)。于 2017 年 3 月-4 月在哀牢山徐家坝中山湿性常绿阔叶林中三种生境内采集上述苔藓物种, 每个物种 5 个重复, 每个重复采集 0.1- 0.2g 样品。

1.3 苔藓植物的生活型划分

依据 Bates (1998) 对苔藓植物生活型的定义, 结合参考张晋昆(1985)、马文章(2009)对哀牢山苔藓植物生活型的划分, 我们将哀牢山徐家坝地区山地森林中苔藓植物划分为 8 类生活型 (表 2)。

表 1 附生苔藓植物生活型的划分依据  
Table 1 Classification of life-forms in epiphytic bryophytes

| 序号 No. | 生活型 Life form      | 特征描述 Description                                                                                                                                 |
|--------|--------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1      | 垫状型<br>Cushion     | 主茎或多或少直立, 分枝从基部向上呈辐射状 Dome-shaped colonies formed by regeneration from a central point of origin, with stems more or less vertical               |
| 2      | 树型<br>Dendroid     | 主茎或横走或直立, 分枝呈树状展开 Stems creep or erect, branching resemble miniature tree                                                                        |
| 3      | 扇形<br>Fan          | 生于垂直的生长基质上, 分枝在一个平面上 Shoots rising from vertical substratum, branch repeatedly in the horizontal plane to form flattened photosynthetic surfaces |
| 4      | 悬垂型<br>Pendant     | 分枝从树枝上向下悬垂生长 Main shoots hang down form the point of attachment                                                                                  |
| 5      | 粗平铺型<br>Rough mat  | 主茎沿基质横生, 不时伴生多数直立分枝茎条 Shoots creep over the substratum while possess many erect lateral branches                                                 |
| 6      | 细平铺型<br>Smooth mat | 主茎沿基质横生, 分枝与生长基质紧密相贴 Shoots creep over the substratum with rhizoids closely attached to while branches lie flat                                  |
| 7      | 丛集型<br>Turf        | 主茎直立, 平行聚集生长, 分支少, 常占据大面积区域 Many loosely or closely packed vertical stem with limited branching, occupying a large area                          |

#### 1.4 失水曲线测定

于 2017.3 月-4 月进行苔藓水分特性的观测试验。每种苔藓各选择 5 个样品, 扇形苔藓将苔藓茎顶端长约 2.0-4.5 cm 剪下, 每份样品选取 2-3 个植物体。其他生活型苔藓植物小心清除苔藓样品上的杂物及枯黄植物体部分, 每份样品选择 3-8 个植物体。将样品在去离子水中浸没 90 min 吸水达到完全饱和后, 之后取出样品, 吸干样品表面多余水分 (Proctor, 2009), 然后用分析天平 (AL204-IC; Mettler Toledo Instruments Ltd., Shanghai, China) 称重 (精确至 0.001 g), 然后将样品静置于温度约 15°C、光照约  $30\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的恒定环境中, 让其自然失水, 前 60min 内每间隔 5min 对样品进行称重。失水 60 min 后, 每间隔 10 min 对样品进行称重至重量不再变化。最后, 将所有的样品在 65 °C 下经烘箱烘干处理 48 h 后称量得干重 (DW)。采用指数消减方程拟合失水进程:

$$\text{WC} = y_0 + a \cdot e^{-bt}$$

式中 WC 是样品含水量, t 是蒸发时间,  $y_0$ , a, b 是回归系数。以浸泡 90min 的苔藓样品的初始最大绝对含水量与干重的比值为饱和持水率, 失水到趋于恒重时的绝对含水量与干重的比值为自然持水率, 失水至恒定时所需最短时间为  $T_{\text{拐点}}$ , 平均失水速率 = (饱和持水率 - 自然持水率) /  $T_{\text{拐点}}$ 。

#### 1.5 水分利用效率测定

水分利用效率是指示植物水分利用状况和抗旱性特征的一个客观指标, 能够反映植物碳同化和水分耗散之间的关系。利用便携式光合测定系统 (LI-6400XT, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA), 由苔藓叶室 (LI-6400-24) 配合 RGB 光源 (LI-6400-18) 对不同生境苔藓植物样品的光合速率和蒸腾速率进行测定。光量子通量密度为  $250\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 将从不同生境采集的苔藓样品用去离子水浸泡 90 min 以使其吸水饱和, 去除样品表面过多水分 (Zotz et al, 1997), 测定过程中空气流速控制在  $300\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。测定苔藓样品的净光合速率 ( $P_n$ ) 和蒸腾速率 ( $T_r$ ), 水分利用效率 (WUE) 通过  $P_n$  与  $T_r$  的比值 ( $P_n/T_r$ ) 计算求得。叶片投影面积由爱普生平板扫描仪 (Perfection V700, Seiko Epson Corp., Nagano, Japan) 扫描得到图像后, 利用根系分析系统 (WinRHIZO, Pro, 2009b, Regend Instruments, Quebec, Canada) 分析确定面积从而计算光合速率。于 2017.3 月-4 月对样品进行测定。

#### 1.6 数据处理与分析

采用 SPSS 20.0 (SPSS, Inc., Chicago, USA) 对所获得数据进行差异显著性检验分析, 并使用 SigmaPlot 12.5 (Systat Software, Inc., San Jose, USA) 和 Excel 2010 进行相关的图例绘制。

## 2. 结果与分析

### 2.1 地生苔藓、林下树干和林冠层树枝附生苔藓植物的生活型组成

根据野外调查的结果, 林地苔藓、林下树干及林冠上层树枝附生苔藓植物涵盖了 8 种苔藓植物生活型, 在所调查的三类不同生境及生长基质上苔藓植物的生活型组成存在明显的不同 (表 2)。三类不同生境下 18 种苔藓物种涵盖 13 科 11 属, 其中地生苔藓植物中有 3 种为交织型苔藓, 丛集型、垫状型、粗平铺型各 1 种; 树干附生苔藓中 5 种为扇形, 1 种为交织型苔藓; 树枝附生苔藓中 3 种为悬垂型, 另外三种分别为树形、细平铺型和丛集型。从林地向上到树干再到林冠上层树枝, 随着光强、温度的增加, 苔藓植物的生活型亦随着生境改变而改变。交织型苔藓植物占地生苔藓植物的 50%; 扇形苔藓植物占树干附生苔藓植物的 83%;

而在较高层、光照条件较好的树枝生境下，悬垂型苔藓植物占据 50%（表 2，图 1）

表 2 地生、树干附生和树枝附生苔藓植物的生活型组成

| 生境 Habitats              | 物种 Species                                  | 科 Family             | 生活型 Life-forms  |
|--------------------------|---------------------------------------------|----------------------|-----------------|
| 地生<br>Terrestrial        | 大灰藓 <i>Hypnum plumaeforme</i>               | 灰藓科 Hypnaceae        | 交织型 Weft        |
|                          | 大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>             | 羽藓科 Thuidiaceae      | 交织型 Weft        |
|                          | 南木藓 <i>Macrothamnium macrocarpum</i>        | 塔藓科 Hylocomiaceae    | 交织型 Weft        |
|                          | 东亚小金发藓 <i>Pogonatum inflexum</i>            | 金发藓科 Polytrichaceae  | 丛集型 Turf        |
|                          | 桧叶白发藓 <i>Leucobryum juniperoideum</i>       | 白发藓科 Leucobryaceae   | 垫状型 Cushion     |
|                          | 弯叶刺枝藓 <i>Wijkia deflexifolia</i>            | 锦藓科 Sematophyllaceae | 粗平铺型 Rough mat  |
| 树干附生<br>Bole epiphytes   | 西南树平藓 <i>Homaliodendron montagneanum</i>    | 平藓科 Neckeraaceae     | 扇形 Fan          |
|                          | 刀叶树平藓 <i>Homaliodendron scalpellifolium</i> | 平藓科 Neckeraaceae     | 扇形 Fan          |
|                          | 齿叶平藓 <i>Neckera crenulata.</i>              | 平藓科 Neckeraaceae     | 扇形 Fan          |
|                          | 阿萨羽苔 <i>Plagiochila assamica</i>            | 羽苔科 Plagiochilaceae  | 扇形 Fan          |
|                          | 树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>           | 羽苔科 Plagiochilaceae  | 扇形 Fan          |
|                          | 喜马拉雅鞭苔 <i>Bazzania himalayana.</i>          | 指叶苔科 Lepidoziaceae   | 交织型 Weft        |
| 树枝附生<br>Branch epiphytes | 粗仰叶垂藓 <i>Sinskea phaea</i>                  | 蔓藓科 Meteoriaceae     | 悬垂型 Pendant     |
|                          | 无肋悬藓 <i>Dicliadiella trichophaora</i>       | 蔓藓科 Meteoriaceae     | 悬垂型 Pendant     |
|                          | 扭尖隐松萝藓 <i>Cryptopapillaria feae</i>         | 蔓藓科 Meteoriaceae     | 悬垂型 Pendant     |
|                          | 拟扭叶藓卷叶变种 <i>Trachypodopsis serrulata</i>    | 扭叶藓科 Trachypodaceae  | 树形 Dendroid     |
|                          | 疏瘤耳叶苔 <i>Frullania zanggii</i>              | 耳叶苔科 Frullaniaceae   | 细平铺型 Smooth mat |
|                          | 剪叶苔 <i>Herbertus aduncus</i>                | 剪叶苔科 Herbertaceae    | 丛集型 Turf        |

注：参照 Bates（1998）和马文章（2009）的方法划分苔藓生活型。

Note: The category of life forms followed Bates (1998) and Ma (2009).

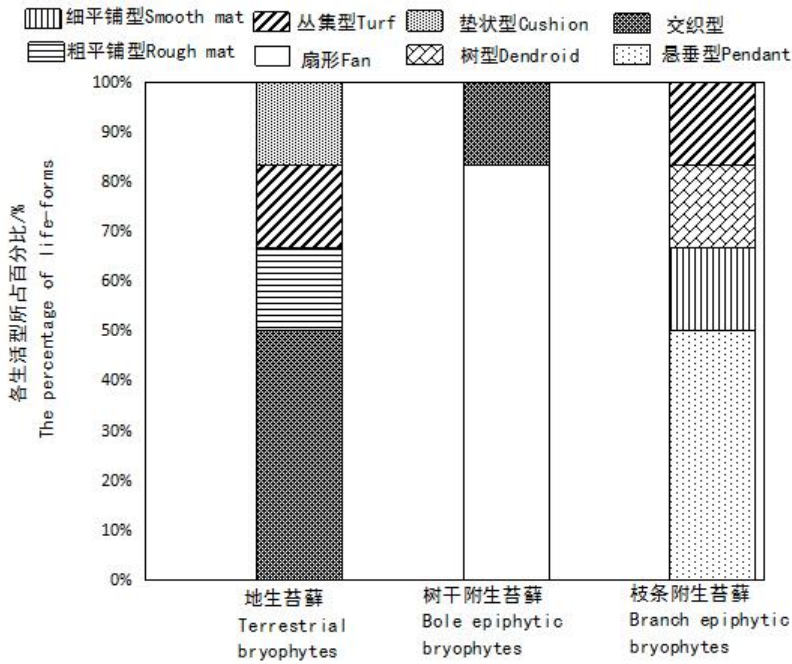


图 2 地生、树干附生和树枝附生苔藓植物不同生活型所占百分比

Fig. 2 Percentage of different life-forms of terrestrial, bole and branch epiphytic bryophytes

2.2 不同生境苔藓的水分变化特征与水分利用效率

2.2.1 不同生境下苔藓植物的持水力与失水特征

在失水实验开始的 1 小时内，所有苔藓植物的失水速度都很快，以后随着时间的延长而趋缓，失水曲线均呈现出“J 型”下降的趋势，指数消减方程可以很好地拟合失水曲线变化，其决定系数  $R^2$  均大于 0.98（图 3）。除了地生苔藓，林冠层树枝附着苔藓粗叶垂藓、无肋悬藓之外，其它苔藓植物均在 2 小时内失去大多数水分，其后样品基本处于恒重状态。

通过对不同生境下苔藓植物的持水力与失水特征测定结果表明：地生苔藓植物的自然持水率、饱和持水率均显著高于附生苔藓植物，它们之间的差异达到极显著水平（ $P<0.01$ ），但树干附生苔藓与树枝附生苔藓之间自然持水率和饱和持水率的差异不显著。失水至恒定时所需最短时间（ $T_{拐点}$ ）表现为地生苔藓>树枝附生苔藓>树干附生苔藓，两两之间存在显著差异。地生、树干附生苔藓的平均失水速率均大于树枝附生苔藓，其差异达到了显著水平，而地生苔藓与树干附生苔藓的平均失水速率差异不显著（图 4：a）。

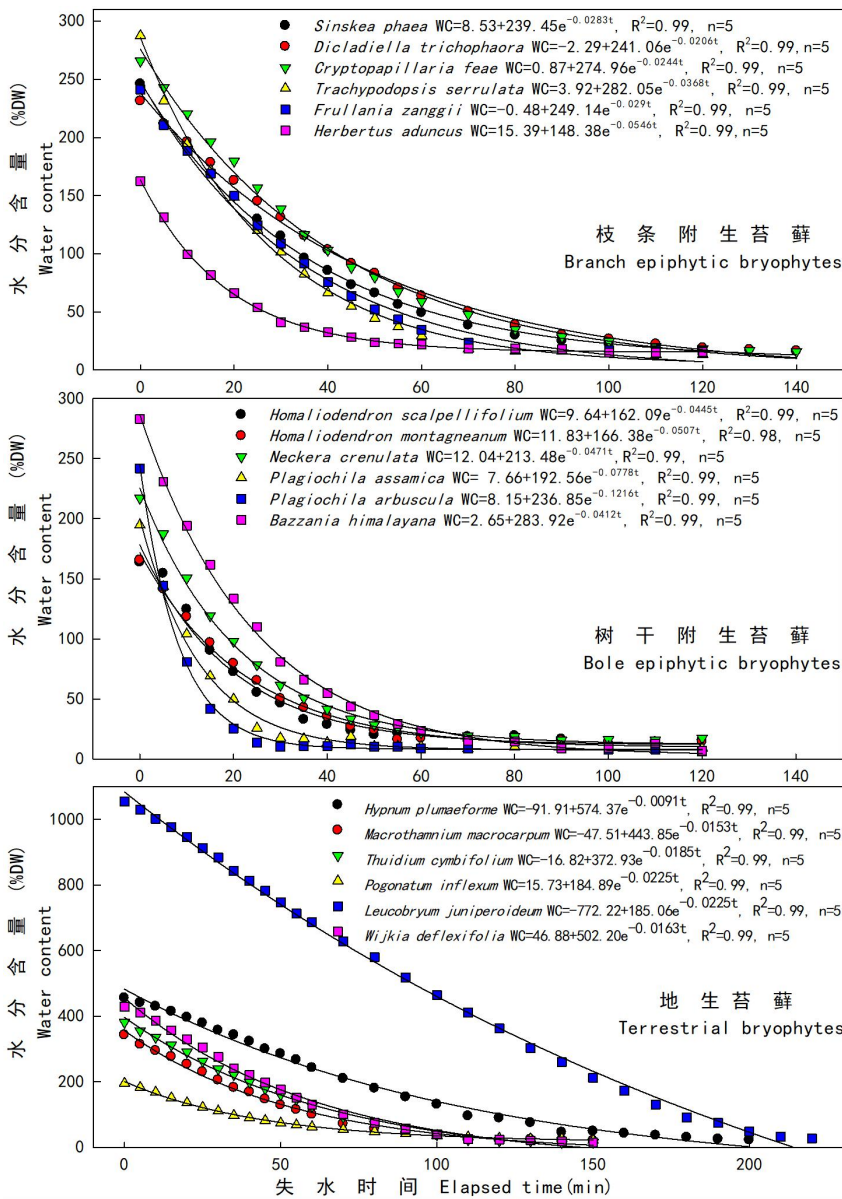


图 3 地生、树干附生和枝条附生苔藓植物的失水曲线

Fig. 3 Water loss curves of terrestrial, bole and branch epiphytic bryophytes

表 3 不同生境下苔藓植物的饱和持水率，自然持水率和平均失水速率

Table 3 Saturated and natural water contents, water loss rate of bryophytes from three habitats

| 生境<br>habitats              | 物种<br>Species                            | 饱和持水率<br>(%DW) Saturated<br>water content | 自然持水率<br>(%DW) Natural<br>water content | T <sub>拐点</sub> (min)<br>T <sub>turning point</sub> | 平均失水速率<br>(%DW/min)<br>Water loss rate |
|-----------------------------|------------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------|-----------------------------------------------------|----------------------------------------|
| 地生<br>Terrestrial           | 大灰藓 <i>Hypnum plumaeforme</i>            | 455.23±102.07                             | 22.33±8.82                              | 177.73±8.3                                          | 2.46±0.63                              |
|                             | 大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>          | 342.32±39.35                              | 19.94±5.57                              | 125.75±8.2                                          | 2.57±0.36                              |
|                             | 南木藓 <i>Macrothamnium macrocarpum</i>     | 381.08±61.34                              | 15.19±2.2                               | 127.95±2.2                                          | 2.86±0.49                              |
|                             | 东亚小金发藓 <i>Pogonatum inflexum</i>         | 194.9±13.39                               | 21.47±3.81                              | 145.64±13.                                          | 1.20±0.17                              |
|                             | 桧叶白发藓 <i>Leucobryum juniperoideum</i>    | 1054.08±110.68                            | 27.03±9.23                              | 205.51±2.8                                          | 5.00±0.53                              |
|                             | 弯叶刺枝藓 <i>Wijkia deflexifolia</i>         | 428.37±57.39                              | 14.94±3.43                              | 128.59±3.4                                          | 3.21±0.41                              |
| 树干附生<br>Bole<br>epiphytes   | 西南树平藓 <i>Homaliodendron montagneanum</i> | 163.74±16.88                              | 15.55±4.32                              | 80.84±24.4                                          | 1.94±0.47                              |
|                             | 刀叶树平藓 <i>H. scalpellifolium</i>          | 165.49±19.12                              | 14.48±5.48                              | 76.38±12.4                                          | 2.03±0.42                              |
|                             | 齿叶平藓 <i>Neckera crenulata.</i>           | 217.16±43.94                              | 17.45±3.24                              | 81.29±13.3                                          | 2.53±0.81                              |
|                             | 阿萨羽苔 <i>Plagiochila assamica</i>         | 194.72±33.2                               | 9.01±2.54                               | 71.95±25.4                                          | 2.83±1.12                              |
|                             | 树形羽苔 <i>P. arbuscula</i>                 | 241.75±29.84                              | 6.1±2.77                                | 39.09±7.38                                          | 6.21±1.51                              |
| 树枝附生<br>Branch<br>epiphytes | 喜马拉雅鞭苔 <i>Bazzania himalayana.</i>       | 283.03±100.01                             | 7.03±5.85                               | 115.90±44.                                          | 2.67±0.92                              |
|                             | 粗仰叶垂藓 <i>Sinskea phaea</i>               | 245.88±41.6                               | 16.13±2.75                              | 123.75±12.                                          | 1.88±0.46                              |
|                             | 无肋悬藓 <i>Dicladiella trichophaora</i>     | 231.18±14.53                              | 16.38±3.33                              | 123.19±7.9                                          | 1.75±0.14                              |
|                             | 扭尖隐松萝藓 <i>Cryptopapillaria feae</i>      | 265.74±61.22                              | 15.88±2.38                              | 119.6±6.89                                          | 2.1±0.58                               |
|                             | 拟扭叶藓卷叶变种 <i>Trachypodopsis</i>           | 287.45±60.21                              | 13.38±5.06                              | 98.36±24.2                                          | 2.81±0.47                              |
|                             | 疏瘤耳叶苔 <i>Frullania zanggii</i>           | 241.25±17.64                              | 16.56±2.74                              | 92.83±5.32                                          | 2.43±0.3                               |
|                             | 剪叶苔 <i>Herbertus aduncus</i>             | 162.19±3.47                               | 15.37±1.41                              | 88.67±5.43                                          | 1.66±0.06                              |

2.2.2 不同生活型苔藓植物的持水力与失水特征

苔藓植物生活型是适应环境的表现，是苔藓植物的生态策略（Bates, 1998）。前面的研究结果显示，交织型、扇形、悬垂型分别是地生苔藓、林下树干附生和林冠层树枝附生苔藓植物的优势生活型，通过对这三种生活型的持水力和失水特征的测定结果表明，交织型苔藓的饱和持水率大于悬垂型苔藓，而悬垂型苔藓的饱和持水率又大于扇形苔藓，且两两之间的差异均达到显著性水平，表明了交织型苔藓相较于扇形和悬垂型苔藓具有较高的持水能力，而三种生活型之间的自然持水率则无显著差异。

苔藓植物是变水植物，在自然干燥条件下，一个小时内丧失其大部分水分。不同生活型苔藓植物的失水特性有所不同，测定结果表明：失水至恒定时所需最短时间（T<sub>拐点</sub>）表现为交织型>悬垂型>扇形，虽然交织型苔藓与悬垂型苔藓之间差异不显著，但两者与扇形苔藓间的差异均达到了极显著水平（P<0.01）。交织型苔藓与扇形苔藓的平均失水速率均大于悬垂型苔藓，其差异达到极显著水平（P<0.01），而交织型苔藓和扇形苔藓间无显著差异。交织型和悬垂型苔藓植物的失水速率均较快。悬垂型苔藓植物的持水率居于中间水平，而失水进程较长，失水速率较慢，表明了悬垂型苔藓具有较好的保水性能。而扇形苔藓持水率最小，失水时间较短，失水速率较快，表明其持水能力和保水性能均较差（图 4：b）。

2.2.3 不同生境和不同生活型苔藓的水分利用效率

测定结果表明：地生、林下树干附生和林冠层树枝附生三种生境下苔藓植物的水分利用效率分别为：地生苔藓（0.22±0.14）、树干附生苔藓（0.19±0.09）、树枝附生苔藓（0.14±0.08）。差异显著性检验结果显示地生苔藓的水分利用效率大于树干附生苔藓，但它们之间的差异不显著。而地生苔藓和树干附生苔藓的水分利用效率显著高于树枝附生苔藓（P<0.01）（图 4：a）。

表 4 不同生境下苔藓植物的水分利用效率  
Table 4 Water use efficiency of different bryophytes from three habitats

| 生境<br>Habitats            | 物种<br>Species                              | 光合速率 Pn<br>$\mu\text{molCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ | 蒸腾速率 Tr<br>$\text{mmolH}_2\text{Om}^{-2}\text{s}^{-1}$ | 水分利用效率 WUE<br>$\mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$ |
|---------------------------|--------------------------------------------|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| 地生<br>Terrestrial         | 大灰藓 <i>Hypnum plumaeforme</i>              | 0.72±0.18                                                | 3.92±1.09                                              | 0.19±0.03                                                |
|                           | 大羽藓 <i>Thuidium cymbifolium</i>            | 0.63±0.10                                                | 1.37±0.34                                              | 0.47±0.08                                                |
|                           | 南木藓 <i>Macrothamnium macrocarpum</i>       | 0.61±0.08                                                | 2.35±0.62                                              | 0.27±0.06                                                |
|                           | 东亚小金发藓 <i>Pogonatum inflexum</i>           | 1.33±0.26                                                | 4.46±0.31                                              | 0.30±0.06                                                |
|                           | 桧叶白发藓 <i>Leucobryum juniperoideum</i>      | 0.72±0.16                                                | 6.18±1.21                                              | 0.12±0.02                                                |
|                           | 弯叶刺枝藓 <i>Wijkia deflexifolia</i>           | 0.48±0.12                                                | 5.68±1.32                                              | 0.08±0.01                                                |
| 树干<br>Bole<br>epiphytes   | 西南树平 <i>Homaliodendron montagneanum</i>    | 0.41±0.06                                                | 1.73±0.53                                              | 0.25±0.04                                                |
|                           | 刀叶树平 <i>Homaliodendron scalpellifolium</i> | 0.41±0.08                                                | 3.58±0.86                                              | 0.12±0.02                                                |
|                           | 齿叶平藓 <i>Neckera crenulata.</i>             | 0.83±0.08                                                | 3.05±0.36                                              | 0.28±0.05                                                |
|                           | 阿萨羽苔 <i>Plagiochila assamica</i>           | 0.62±0.14                                                | 2.79±0.61                                              | 0.22±0.02                                                |
|                           | 树形羽苔 <i>Plagiochila arbuscula</i>          | 0.42±0.17                                                | 1.62±0.44                                              | 0.26±0.06                                                |
|                           | 喜马拉雅鞭苔 <i>Bazzania himalayana.</i>         | 0.35±0.63                                                | 2.79±0.26                                              | 0.13±0.03                                                |
| 树枝<br>Branch<br>epiphytes | 粗仰叶垂藓 <i>Sinskea phaea</i>                 | 0.72±0.18                                                | 5.92±1.85                                              | 0.12±0.02                                                |
|                           | 无肋悬藓 <i>Dicladiella trichophaora</i>       | 0.63±0.10                                                | 5.78±1.36                                              | 0.11±0.01                                                |
|                           | 扭尖隐松萝藓 <i>Cryptopapillaria feae</i>        | 0.61±0.08                                                | 2.39±0.63                                              | 0.27±0.07                                                |
|                           | 拟扭叶藓卷叶变 <i>Trachypodopsis serrulata</i>    | 1.33±0.26                                                | 9.46±3.37                                              | 0.15±0.03                                                |
|                           | 疏瘤耳叶苔 <i>Frullania zanggii</i>             | 0.72±0.16                                                | 5.10±1.13                                              | 0.14±0.01                                                |
|                           | 剪叶苔 <i>Herbertus aduncus</i>               | 0.48±0.12                                                | 7.70±1.13                                              | 0.06±0.01                                                |

根据对交织型、扇形和悬垂型三种优势苔藓植物生活型的水分利用效率的测定结果，表明三种生活型苔藓植物的水分利用效率分别为交织型（0.26±0.14）、扇形（0.22±0.07）、悬垂型（0.17±0.09）。差异显著性结果表明：交织形苔藓与扇形苔藓之间差异不显著，而这两种生活型苔藓植物的水分利用效率均显著高于在高层树枝生境占据优势的悬垂型苔藓（ $P<0.01$ ）（图 4：b）。

3 结论与讨论

3.1 不同生境与不同生活型苔藓植物的水分变化特征

在森林内不同垂直梯度上环境因子存在差异，随着高度的增加，光照、温度，以及植物蒸散逐渐增高，而空气湿度则逐渐减低（本研究图 1；Song et al, 2015；Peter et al, 2016）。不同生境条件下不同苔藓植物在其水分变化特征上有所不同。在本研究中，地生苔藓植物饱和和持水率，自然持水率较大，具有较强的持水能力，其失水进程耗时较长，但失水速度较快；树干附生苔藓的饱和和持水率较低，持水能力较低，失水进程耗时短，失水速率与地生苔藓植物无显著差异，表明其保水能力同样较弱。林冠层树枝附生苔藓植物的持水能力低，但失水速率较慢，表明其具有较高的保水性能，这与树枝附生苔藓长期适应其低湿、较高风速与蒸散速率的生境条件而形成水分适应策略有密切关系。苔藓植物多为变水植物，它们缺乏角质层和维管束组织，没有真正的根系，对自身水分控制能力不足，其含水量易随环境变化而变化（刘文耀等，2006）。苔藓植物往往会因环境变干而进入休眠，当外界环境条件变湿后，又能迅速复水恢复正常的新陈代谢功能（Proctor et al, 2007）。相对于地生苔藓和林下树干附生苔藓植物而言，林冠层树枝附生苔藓植物面临更为频繁的干湿交替，一旦遇到降雨或者云雾天气，其较高的保水性能可以帮助树枝附生苔藓在更长的时间内保持较适的含水量从而维持正常的生理活动以适应林冠层严酷的生境条件。

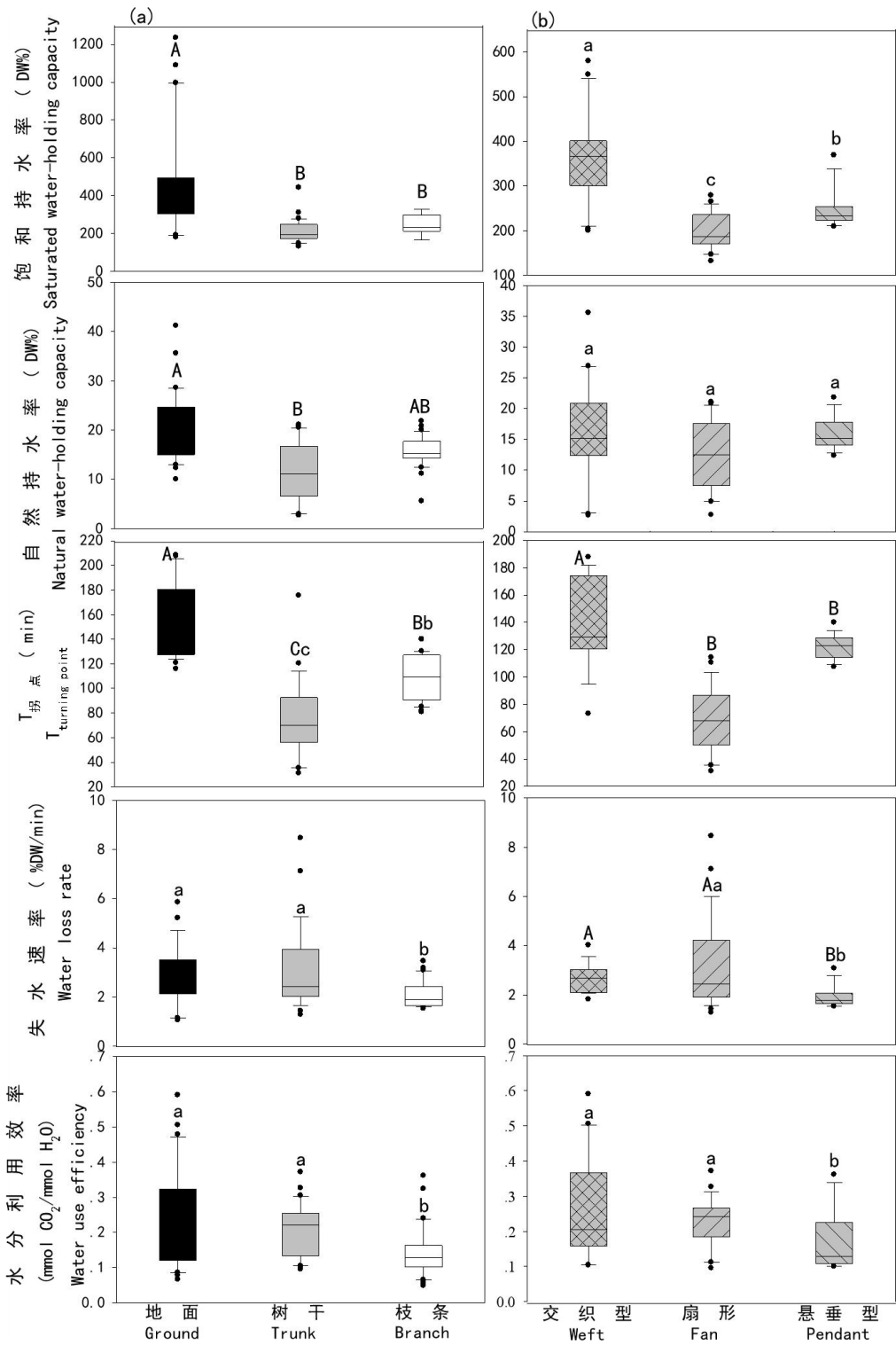


图 4 不同生境下 (a) 苔藓和优势生活型苔藓 (b) (交织型、扇形和悬垂型) 的饱和持水率, 自然持水率、失水速率和水分利用效率的差异分析。标注不同的大写字母表示两者差异显著, 且显著性水平  $P<0.01$ ; 标注不同的小写字母表示两者差异显著, 且显著性水平  $P<0.05$ 。标注相同字母表示两者差异不显著。

Fig. 4 Variance of saturated water content, natural water content, and water loss rate of different bryophytes and life-forms from three habitats. With different uppercase letters means the level of significance is  $P<0.01$ ; With different lowercase means the level of significance is  $P<0.05$ . With the same letter indicates there is no significant difference.

苔藓植物的生活型是其对生境条件的一种适应表现,苔藓植物的生活型组成随着生境的改变而改变。通过分析不同生境下苔藓植物的生活型**组成与特征**,能揭示苔藓植物与环境之间的关系(Kürschner, 2004)。一般来说,矮小、硬挺、丛集密生或交织匍匐生长,呈丛状、垫状或毯状生活型的苔藓植物能够有效降低叶子和大气的接触面积,从而降低大气在叶子空隙之间的流动,因而能够有效地减少水分蒸发,有利于提高毛细管系统的持水能力,因此耐旱能力较强(吴鹏程, 1998)。在本研究的不同生活型苔藓中,交织型苔藓显示出较高的持水能力,垫状型的桧叶白发藓、粗平铺型的弯叶刺枝藓均具有较高的持水能力,而丛集型的东亚小金发藓的持水能力较小,但保水性较好。扇形苔藓是哀牢山地区山地森林树干附生苔藓植物中占优势的生活型(Ma et al, 2009),其具有较大的表面积和体积比,有利于它们与大气充分接触并从中截获水分,但较大的表面积也使其对大气湿度变化敏感,具有较差的耐受性(Bates, 1998; Kürschner et al, 1999)。扇形和悬垂型苔藓的水分来源主要依靠降雨截留和空气中的水分,这两种生活型苔藓在热带,亚热带山地云雾林中较为常见(León-Vargas, 2006)。在亚热带、热带的山地云雾林区域,降雨和强风事件较为频繁,林冠层树枝附生的悬垂型苔藓具有较低的持水能力,以适应多雨、多风的环境条件,因为吸持过多的水分易被风吹落或者因自身重力作用脱离原来的生境(Proctor, 2004)。

### 3.2 不同生境与不同生活型苔藓植物的水分利用效率

植物的水分利用效率(Water use efficiency, WUE)指的是蒸发单位水所产生的干物质的量(Fischer, 1979),能够解释植物内在的耗水机制,显示植物有效利用水分的能力(曹生奎等, 2009)。这里的水分利用效率指的是叶片水平上的瞬时水分利用效率,是生物量积累与蒸腾耗水之比(Farquhar & Richards, 1984)。蒋高明等(1999)对内蒙古毛乌素沙地不同生境下 66 种草本植物的水分利用效率的研究结果,表明其 WUE 范围为  $0.19-4.04\mu\text{molCO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ ;中国东部南北样带森林优势木本植物的水分利用效率范围在  $8.86-10.97\mu\text{molCO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$  之间(展小云等, 2012)。与维管束植物相比,苔藓植物的水分利用效率普遍较低。本研究中不同生境条件下 18 种苔藓植物的水分利用效率(WUE)的范围为  $0.06-0.47\mu\text{molCO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ ,显然,哀牢山地区山地森林中苔藓植物的 WUE 要比其他地区的维管束植物的低。在较干旱的生境下,较高的 WUE 和保守的水分利用策略有利于植物的生长、生存和维持。苔藓植物较低的 WUE 和挥霍的水分利用模式可以使其获得较高的生产力(曹生奎等, 2009)。在哀牢山徐家坝地区,降雨充沛,常年气候湿润,雨季苔藓植物基本上处于水分饱和的状态下,这可能是苔藓植物具有较低的水分利用效率的原因之一。

随着生境条件由湿到干的不同水分供应条件,毛乌素沙地的草本植物的水分利用效率呈现升高的趋势(蒋高明等, 1999)。在哥斯达黎加的热带雨林中,附生蕨比地生蕨具有更高的 WUE(Watkins et al, 2007);分布在冠层上部的附生维管束植物通过降低蒸腾速率,提高 WUE,以适应相对干燥高温的微生境(江浩等, 2012)。但在本研究中,地生苔藓和树干附生苔藓的水分利用效率反而高于树枝附生苔藓,这与苔藓植物自身的生物学特性以及所处生境条件有关。苔藓植物的叶片没有气孔的分化,缺乏对水分和  $\text{CO}_2$  的控制,蒸散阻力主要取决于苔藓植物的叶肉导度(Waite & Sack, 2011)。姬明飞和韩鸿基(2017)对宝天曼自然保护区内的两种优势苔藓的研究表明大羽藓(*Thuidium cymbifolium*)的 WUE 高于无边提灯藓(*Mnium immarginatum*),他们将其归因于两种苔藓植物“气孔导度”(叶肉导度)的差异。当空气湿度或水分可利用性降低时,苔藓植物无法调节气孔关闭来减弱蒸腾作用,因此遭受了较高的蒸发要求,导致植物叶片的 WUE 随水分可利用性降低而降低(刘文兆, 1998; 曹生奎等, 2009)。林冠层树枝生境的温度较高、风速较大,而空气湿度相对较低,在这样生境下植物的蒸发较大,从而导致林冠层树枝附生苔藓植物的 WUE 低于地生苔藓和林下树干附生苔藓植物,尤其是林冠层树枝悬垂型附生苔藓植物的 WUE 显著低于林下地生交织型苔

藓和树干扇型附生苔藓。

**致谢:** 感谢哀牢山亚热带森林生态系统研究站提供气象观测数据, 同时感谢站内工作人员罗琦, 纪金华等人在野外工作中给予的帮助。

#### 参考文献

- BAO WK, WANG CM, WU N, 2004. Change of water holding and conservation capacity of eight species of bryophytes under subalpine coniferous forests in Eastern Tibetan Plateau[J]. *J Nat Resour*, 19(2): 190-194. [包维楷, 王春明, 吴宁, 2004. 青藏高原东部针叶林下 8 种藓类植物的持水和保水能力比较研究[J]. *自然资源学报*, 19(2): 190-194.]
- BATES JW, 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology?[J]. *Oikos*, 82(2): 223-237.
- CAO SK, FENG Q, SI JH, et al, 2009. Summary of the plant water use efficiency at leave level[J]. *Acta Ecol Sin*, 29(7): 3882-3892. [曹生奎, 冯起, 司建华, 等, 2009. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. *生态学报*, 29(7): 3882-3892.]
- CHE ZX, LIU XD, JING WM, et al, 2006. Vertical distribution characteristics and hydrological function analysis of bryophytes in Qilian Mountain area[J]. *J Soil Water Conserv*, 20(6): 71-74. [车宗玺, 刘贤德, 敬文茂, 等, 2006. 祁连山林区苔藓垂直分布特征与水文功能分析[J]. *水土保持学报*, 20(6): 71-74.]
- FARQUHAR GD, RICHARDS RA, 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. *Funct Plant Biol*, 11(6): 539-552.
- FARRANT JM, MOORE JP, 2011. Programming desiccation-tolerance: from plants to seeds to resurrection plants[J]. *Curr Opin Plant Biol*, 14(3): 340-345.
- FISCHER RA, 1979. Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia: a physiological framework[J]. *J Aust Inst Agric Sci*, 45(2): 83-94.
- GUAN FR, RU YL, HU ZJ, ET AL, 2017. Host specificity of epiphytic bryophytes in Hangzhou[J]. *Chin J Ecol*, 36(1): 61-66. [官飞荣, 茹雅璐, 胡忠健, 等, 2017. 杭州市树附生苔藓植物的附生专一性[J]. *生态学杂志*, 36(1): 61-66.]
- GUO SL, HAN SJ, CAO T, 1999. Indicative value of bryophytes on forest eco-boundary[J]. *Chin J Appl Ecol*, 10(1): 1-6. [郭水良, 韩士杰, 曹同, 1999. 苔藓植物对森林生态界面指示作用的研究[J]. *应用生态学报*, 10(1): 1-6.]
- HUMPHREY JW, DAVEY S, PEACE AJ, et al, 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood[J]. *Biol Conserv*, 170(2): 165-180.
- JIANG GM, HE WM, 1999. Species and habitat variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu sand area[J]. *Acta Bot Sin*, 41(10): 1114-1124. [蒋高明, 何维明, 1999. 毛乌素沙地若干植物光合作用、蒸腾作用和水分利用效率种间及生境间差异[J]. *植物学报 (英文版)*, 41(10): 1114-1124.]
- JIANG H, HUANG YH, ZHOU GY, et al, 2012. Acclimation in leaf morphological and eco-physiological characteristics of different canopy-dwelling epiphytes in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Plant Sci J*, 30(3): 250-260. [江浩, 黄钰辉, 周国逸, 等, 2012. 亚热带常绿阔叶林冠层附生植物叶片形态结构及生理功能特征的适应性研究[J]. *植物科学学报*, 30(3): 250-260.]
- JI MF, HAN HJ, 2017. The study of photosynthetic characteristics of two moss species under different light condition[J]. *Pratacult Sci*, 34(9): 1787-1792. [姬明飞, 韩鸿基, 2017. 两种藓类植物对光强的适应性差异[J]. *草业科学*, 34(9): 1787-1792.]
- KRUYS N, JONSSON BG, 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests for northern Sweden[J]. *Can J Forest Res*, 29(8): 1295-1299.
- KURSCHNER H, FREY W, PAROLLY G, 1999. Patterns and adaptive trends of life forms, life strategies and

- ecomorphological structures in tropical epiphytic bryophytes a pantropical synopsis[J]. Nova Hedwigia, 69(1-2): 73-99.
- KURSCHNER H, 2004. Life strategies and adaptations in bryophytes from the near and Middle East[J]. Turk J Bot, 28(1-2): 73-84.
- LEO' N-VARGAS Y, ENGWALD S, PROCTOR MCF, 2006. Microclimate, light adaptation and desiccation tolerance of epiphytic bryophytes in two venezuelan cloud forests[J]. J Biogeog, 33(5): 901-913.
- LI S, LIU WY, WANG LS, et al, 2007. Species diversity and distribution of epiphytic lichens in the primary and secondary forests in Ailao Mountain, Yunnan[J]. Biodivers Sci, 15(5): 445-455. [李苏, 刘文耀, 王立松, 等, 2007. 云南哀牢山原生林及次生林群落附生地衣物种多样性与分布[J]. 生物多样性, 15(5): 445-455.]
- LIU WY, MA WZ, YANG LP, 2006. Advances in ecological studies on epiphytes in forest canopies[J]. J Plant Ecol, 30(3): 522-533. [刘文耀, 马文章, 杨礼攀, 2000. 林冠附生植物生态学研究进展[J]. 植物生态学报, 30(3): 522-533]
- LIU WY, FOX JED, XU ZF, 2002. Nutrient fluxes in bulk precipitation, throughfall and stemflow in montane subtropical moist forest on Ailao Mountains in Yunnan, south-west China[J]. J Trop Ecol, 18(4): 527-548.
- LIU WZ, 1998. Dynamic interrelations of crop production, water consumption and water use efficiency[J]. J Nat Resour. 23(1): 23-27. [刘文兆, 1998. 作物生产, 水分消耗与水分利用效率间的动态联系[J]. 自然资源学报, 23(1): 23-27.]
- LIU YX, 1993. An analysis of the climatic resource of ground temperature in the north part of the Ailao Mountains Yunnan Province[J]. J Nat Resour, 8(2): 158-165. [刘玉洪, 1993. 哀牢山北段山地的低温气候资源分析[J]. 自然资源学报, 8(2): 158-165]
- MA WZ, LIU WY, SONG L, 2011. Species composition and distribution of bryophytes on different substrate types in middle mountain moist evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountains, Yunnan[J]. Plant Divers Resour, 33(4): 443-450. [马文章, 刘文耀, 宋亮, 2011. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林不同生长基质苔藓植物的组成与分布特征[J]. 植物分类与资源学报, 33(4): 443-450]
- MA WZ, 2009. The Composition and biomass of epiphytic materials and their relationships with ecological factors in Xujiaba region from Ailao Mountain, Yunnan[D]. Beijing: Graduate school of the Chinese Academy of Sciences: 22-23. [马文章, 2009. 云南哀牢山徐家坝地区附生(植)物的组成、生物量及其与生态因子的关系[D]. 北京: 中国科学院研究生院: 22-23.]
- MALSON K, RYDIN H. 2009. Competitive hierarchy, but no competitive exclusions in experiments with rich fen bryophytes[J]. Trans Brit Bryol Soc, 31(1): 41-45.
- PETTER G, WAGNER K, WANEK W, et al, 2016. Functional leaf traits of vascular epiphytes: vertical trends within the forest, intra- and interspecific trait variability, and taxonomic signals[J]. Funct Ecol, 30(2): 188-198.
- PROCTOR MCF, 2004. Light and desiccation responses of *Weymouthia mollis* and *W. cochlearifolia*, two pendulous rainforest epiphytes from Australia and New Zealand[J]. J Bryol, 26(3): 167-173.
- PROCTOR MCF, 2009. Physiology ecology. Bryophyte biology[M]. GOFFINET B, SHAW AJ. Cambridge: Cambridge University: 237-269.
- PROCTOR MCF, OLIVER MJ, WOOD AJ, et al, 2007. Desiccation-tolerance in bryophytes: a review[J]. Bryologist, 110(4): 595-621.
- QIU WZ, XIE SC, 1998. Studies on the forest ecosystem in Ailao Mountains Yunnan, China[M]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press: 7-11. [邱学忠, 谢寿昌, 1998. 云南哀牢山森林生态系统研究[M]. 昆明: 云南科技出版社: 7-11.]
- SCHOFIELD WB, 1985. Introduction to bryology[M]. New York: Macmillan Press: 316-319.

- SMITH AJE, 1982. Bryophyte ecology[M]. London: Springer: 333-382.
- SONG L, ZHANG YJ, CHEN X, et al, 2015. Water relations and gas exchange of fan bryophytes and their adaptations to microhabitats in an Asian subtropical montane cloud forest[J]. J Plant Res, 128(4): 573-584.
- WATKINS JE, RUNDEL PW, CARDELUS CL, 2007. The influence of life form on carbon and nitrogen relationships in tropical rainforest ferns[J]. Oecologia, 153(2): 225-232.
- WAITE M, SACK L, 2011. Shifts in bryophyte carbon isotope ratio across an elevation  $\times$  soil age matrix on Mauna Loa, Hawaii: do bryophytes behave like vascular plants?[J]. Oecologia, 166(1): 11-22.
- WU PC, 1998. Bryological biology, introduction and diverse branches[M]. Beijing: Science Press: 131-143. [吴鹏程, 1998. 苔藓植物生物学[M]. 北京: 科学出版社: 131-143.]
- XU HQ, LIU WY, 2005. Water interception and monitoring for environment changing of epiphytes[J]. Res Soil Water Conserv, 12(2): 116-120. [徐海清, 刘文耀, 2005. 林冠附生物对水分的截留及对环境的监测[J]. 水土保持研究, 12(2): 116-120.]
- YOU CX, 1983. Classification of vegetation in Xujiaba region in Ailao Mts. Research of forest ecosystems on Ailao Mountains Yunnan[M]. Kunming: Yunnan Science & Technology Press: 74-117. [游承侠. 1983. 哀牢山徐家坝地区的植被分类. 云南哀牢山森林生态系统研究[M]. 昆明: 云南科技出版社: 74-117.]
- ZHAN XY, YU GR, SHENG WP et al, 2012. Foliar water use efficiency and nitrogen use efficiency of dominant plant species in main forests along the North-South Transect of East China[J]. Chin J Appl Ecol, 23(3): 587-594. [展小云, 于贵瑞, 盛文萍, 等, 2012. 中国东部南北样带森林优势植物叶片的水分利用效率和氮素利用效率[J], 应用生态学报. 23(3): 587-594.]
- ZHANG HJ, CHENG JH, SHI YH, et al, 2003. Water conserving function of moss on forest stands in the Three Gorges Area[J]. Res Environ Yangtze Basin, 12(5): 457-461. [张洪江, 程金花, 史玉虎, 等, 2003. 三峡库区几种林下苔藓的保水功能[J]. 长江流域资源与环境, 12(5): 457-461]
- ZHANG XQ, ZENG JJ, CHEN JW, et al, 2012. The saxicolous moss's features of absorbing water and its structural adaptability in the heterogeneous environment with rock desertification[J]. Acta Ecol Sin, 32(12): 3902-3911. [张显强, 曾建军, 谌金吾, 等, 2012. 石漠化干旱环境中石生藓类水分吸收特征及其结构适应性[J]. 生态学报, 32(12): 3902-3911.]
- ZHANG JK, 1985. A preliminary study of bryophytes in the moist evergreen broad-leaved forest in the xujiaba area of Ailao Mts. Yunnan[D]. Kunming: Yunnan University. [张晋昆. 1985. 云南哀牢山徐家坝地区湿性常绿阔叶林苔藓植物的初步研究[D]. 昆明: 云南大学.]
- ZOTZ G, BUDE B, MEYER A, et al, 1997. Water relations and CO<sub>2</sub> exchange of tropical bryophytes in a lower montane rain forest in Panama[J]. Plant Biol, 110(1): 9-17.